

甜菜夜蛾交配行为和能力

罗礼智, 曹卫菊, 钱 坤, 胡 毅

(中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094)

摘要: 在 $(27 \pm 1)^\circ\text{C}$, 光周期 L14:D10 的条件下对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的交配行为及能力进行了研究。结果表明: 成虫在羽化当晚即可进行交配, 交配率以羽化后头三个晚上的较高 ($> 82\%$), 但从第 4 天起则显著下降。成虫一天中的交配时间出现于 23: 30~05: 30 之间, 交配高峰出现在 01: 30~02: 30 和 03: 00~04: 00 之间, 其中以第 1 高峰的发生频率较高。成虫交配持续时间从 22~191 min 不等, 但以 30~60 min 的为多 (40.8%, $n = 97$), 60~90 min 的次之 (19.4%), 超过 180 min 的较少 (10.2%)。另外, 交配持续时间与蛾龄紧密相关。蛾龄越大, 交配持续的时间越长, 且差异显著。雄蛾一生的交配能力由 1~11 次不等, 但受性比的影响显著: 在性比为 1:1 的条件下, 雄蛾平均交配次数仅为 3.0 次, 而在 2♀:1♂ 至 5♀:1♂ 时, 则增加到 5.1~6.0 次。雌蛾交配比例及次数受性比的影响也很大: 没有交配的雌蛾比例从 1:1 时的 8.3% 增加到 5♀:1♂ 时的 32%, 仅交配一次的比例从 16.7% 增加到 38.7%, 而交配 ≥ 5 次的比例则从 25% 下降到 0。最后, 对这些结果在甜菜夜蛾防治中应用的可能性进行了讨论。

关键词: 甜菜夜蛾; 交配行为; 交配能力; 性比; 交配持续时间; 性信息素

中图分类号: Q965 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296 (2003) 04-0494-06

Mating behavior and capacity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae)

LUO Li-Zhi, CAO Wei-Ju, QIAN Kun, HU Yi (Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract: Mating behavior and capacity in the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) were investigated under laboratory conditions ($27^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$, L14:D10). The results indicated that both males and females were able to mate on the first night, and all males and females observed completed their mating on the second night after emergence. The mating rates on the first three nights were relatively high ($> 82\%$), and decreased significantly after the fourth night ($< 50\%$). Daily mating activity occurred from 23: 15 to 05: 30, and peaked from 01: 30 to 02: 30 and from 03: 00 to 04: 00, with a higher frequency in the first peak. Mating duration of the moths lasted from 30 to 60 minutes (40.8%, $n = 97$), followed by 60 to 90 minutes (19.4%), and in some cases (10.2%) lasted more than 180 minutes. Furthermore, mating durations were highly associated with the moth age: in the older moths it lasted significantly longer than in the younger ones. Lifetime mating number for a male was from 1 to 11, with an average of 5.0. However, mating capacity of a male was significantly associated with operational sex ratio. The lifetime mating number of males was only 3.0 in average when a male was confined with one female, but increased to 5.1–6.0 when a male was confined with 2–5 females. On the other hand, the percentage and frequency of female mated were also tied to sex ratio. This could be demonstrated by the fact that the percentage of unmated female increased from 8.3% to 32%, and once-mated females from 16.7% to 38.7%, at a sex ratio of 1: 1 and 1♂: 5♀, respectively, whereas the proportion of females that mated more than 5 times decreased from 25% to 0 under the same conditions. The significance of these findings for the application of sex pheromones to control the beet armyworm was discussed.

Key words: *Spodoptera exigua*; mating behavior; mating capacity; sex ratio; mating duration; sex pheromone

基金项目: 国家“十五”攻关项目 (2001DA509B0601); “十五” 国家科技计划专项 (2002BA516A08-03); 中国农科院科研基金 (2003-04-05)

作者简介: 罗礼智, 男, 1954 年 11 月生, 广西浦北人, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事昆虫行为的研究, E-mail: llz@95777.com

收稿日期 Received: 2002-12-05; 接受日期 Accepted: 2003-04-01

甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Hübner) 是一种世界性农业害虫。从北纬 40~57 度至南纬 35~40 度之间均有分布, 在亚洲、美洲、欧洲、澳洲及非洲均有发生和为害的记录 (Brown and Dewhurst, 1975)。我国 1892 年便有了甜菜夜蛾发生的记录 (章士美和赵泳祥, 1996)。20 世纪 50 年代末到 60 年代初曾在我国的湖南、湖北、山东、河南、陕西、和北京等省市的局部地区造成过为害。20 世纪 80 年代中后期以来, 甜菜夜蛾为害的地区逐渐扩大, 为害程度也越来越严重。1997 年始, 甜菜夜蛾已经连续多年在长江和江淮流域猖獗成灾, 给农牧业生产造成了巨大的经济损失 (罗礼智等, 2000)。至今, 甜菜夜蛾已经变成了制约我国农牧业生产发展的一种重要害虫。

甜菜夜蛾的防治是对当今化学防治的巨大挑战。甜菜夜蛾的抗药性发展快, 对各类杀虫剂均表现出很强的抗性 (吴世昌等, 1995; 王开运等, 2002)。常规杀虫剂不仅防效差, 而且还会造成甜菜夜蛾再猖獗并引发出一系列的环境问题 (Eveleens *et al.*, 1973; Ruberson *et al.*, 1994)。因此, 探索或开发甜菜夜蛾的其它有效防治途径和方法, 已成了控制甜菜夜蛾猖獗成灾的关键所在。目前, 在诸多的非化学农药防治途径中, 应用性信息素防治甜菜夜蛾已取得了很大的进展 (Mitchell *et al.*, 1983; Tumlinson *et al.*, 1990; Mochizuki *et al.*, 1993), 并有望于减少或取代化学杀虫剂的应用 (Wakamura *et al.*, 1989; Shorey *et al.*, 1994; Shorey and Gerber, 1996)。但是, 目前在理论和生产中存在的主要问题是: 应用性信息素诱捕雄虫, 要使雄蛾的比例下降多少才能收到较好的防治效果? 如果使用雄蛾交配干扰技术, 在什么时候应用较好? 这些问题都没有明确的答案, 而这些问题又与甜菜夜蛾的交配行为和能力密切相关。为了对甜菜夜蛾性信息素的应用提供进一步的理论依据, 我们在室内对甜菜夜蛾的交配行为及能力进行了较为系统的研究, 主要结果如下。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及饲养方法

甜菜夜蛾的初始虫源由中国科学院动物研究所秦启联博士提供。新孵幼虫用新采摘的幼嫩玉米苗饲养, 每天更换食料。到 2 龄后, 将幼虫转移到玻璃管 (3.4 cm × 10 cm) 中用人工饲料 (江幸福等,

1999) 配方的改进饲养, 每管 2 头, 直至幼虫成熟。在此过程中, 不更换人工饲料。幼虫老熟后, 让其在剩下的人工饲料中化蛹。幼虫化蛹后, 将其分管饲养。成虫羽化后, 将其转移到 850 mL 的玻璃罐头瓶中配对饲养。罐头瓶顶端用吸水纸和沙网封口, 内放打字蜡纸供成虫产卵和栖息用。成虫用 5% 的蜂蜜水液饲养并每天更换。饲养温度为 (27 ± 1) °C, 光周期为 L14:D10 (光照时间为 06:00 ~ 20:00)。幼虫和成虫的饲养条件相同。供试昆虫及相关实验均是在这样的条件下获得和完成的。

1.2 成虫交配行为的观测

将当日羽化的成虫配对置于罐头瓶内之后, 立即观察其在每天 24 h 的交配行为。观察从羽化当天一直延续到羽化后的第 7 天。故该项实验从始至终用的都是原始配对的成虫。由于在光照期间, 成虫均没有交配行为发生 (Wakamura, 1989; Chu and Wu, 1992), 故观察主要是在夜间熄灯后 (20:00 ~ 06:00 时) 进行。观察在红外光下进行, 并借助于计时器的帮助。在观察过程中, 分别记录每对成虫交配开始和结束的时间。在实验结束后, 分别统计和比较成虫交配的百分比, 交配开始和结束的时间, 以及交配持续的时间等。为了便于统计, 雌雄成虫的交配率是用不同组中交配的虫数与所观察的虫数进行平均数来表示, 而不是用总交配虫数与所观察的虫数之比来计算 (用这二种方法计算出的交配率具有一定的差异)。其它参数则是用观察到的交配虫数或次数来进行计算。

1.3 成虫交配能力的确定

为了明确成虫的交配能力以及雌雄比的变化对雌雄成虫交配能力的影响, 设定了雌雄比为 1:1、2:1、3:1、4:1 和 5:1 共 5 个处理。雄蛾羽化后立即将其与相应数量的初羽化雌蛾放在一起, 直至成虫全部死亡, 容器同上。除了 5:1 的处理为 15 头雄蛾以外, 其余处理的雄蛾数量均在 20 头以上。该实验共观察雄蛾 104 头。雄蛾交配能力通过检查与其在一起的雌蛾体内精包数量来确定。具体的方法是对死亡后的雌蛾立即进行解剖并检查体内的精包数量来完成。实验结束后, 分析、比较不同处理中雄蛾的交配能力、雌蛾的交配百分比以及交配次数等。

1.4 资料的统计分析

所获数据主要用平均数 ± 标准误 (SE) 来表示。数据经方差分析差异显著以后用 Duncan 多重比较法进行比较。所用的统计程序为 Win-SAS

(1998) 版本。

2 结果与分析

2.1 蛾龄与交配

2.1.1 蛾龄对交配率的影响：成虫羽化后的当天晚上（1 日龄）到第 7 天晚上都可以进行交配（表

1）。但不同蛾龄的成虫交配率存在着明显的差异（ $P < 0.05$ ）。其中以羽化后头 3 天的交配率较高，均在 82% 以上，但 4 天以后的交配率显著下降到 50% 以下。头 3 天晚上的成虫交配率显著高于后 4 天的交配率（ $P < 0.01$ ）。蛾龄对交配持续时间也有显著的影响（ $P < 0.05$ ）（详见 2.1.2）。

表 1 蛾龄对甜菜夜蛾成虫交配率和交配持续时间的影响

Table 1 Mating rate and duration in relation to ages of the beet armyworm moths

蛾龄(天) Age (d)	交配率(%) Mating rate			交配持续时间(min) Mating duration	
	观察组数	观察的对数	平均	观察的交配数	平均
	Number of groups tested	Number of pairs tested	Mean	Mating number observed	Mean
1	5	27	94.54 ± 3.39 a	21	64.76 ± 10.14 a
2	6	28	82.50 ± 3.09 a	23	67.70 ± 9.69 ab
3	7	30	87.50 ± 2.86 a	22	86.81 ± 10.14 abc
4	7	26	45.24 ± 2.86 b	12	94.25 ± 13.41 abc
5	7	26	40.66 ± 2.86 b	10	132.10 ± 14.69 bc
6	6	25	22.82 ± 3.09 b	4	134.00 ± 23.23 c
7	5	22	32.87 ± 3.39 b	5	145.40 ± 20.77 c

表中数据为平均数 ± SE。在同一列数据中，具有不同字母的为 Duncan 多重比较差异显著（ $P < 0.05$ ）。后同
Data are presented as mean ± SE. Means in the same column followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$) by Duncan's Multiple Range Test. The same for the following tables and figures.

2.1.2 交配持续时间：甜菜夜蛾一生的交配持续时间为 $87.6 \pm 51.9 \text{ min}$ ($n = 97$)，但个体之间的变异较大。将交配持续时间跨度按 30 min 一个等级进行划分时发现（图 2），交配持续时间为 30 ~ 60 min 的发生概率最大，为 40.8% ($n = 97$)，持续时间为 60 ~ 90 min 的次之，发生概率超过 20%，而只有极少数（2%）成虫的交配持续时间短于 30 min。交配持续时间超过 90 min 的仍有相当的数量，一些个体（约 10%）的交配持续时间可超过 180 min。

如前所述，蛾龄对成虫的交配持续时间具有显著的影响（表 1）。低日龄成虫的交配持续时间较短，但随着成虫日龄的增加，平均交配时间逐渐延长，而且差异显著（ $P < 0.01$ ）。例如，1 日龄的平均交配持续时间为 64.76 min，7 日龄的平均持续时间为 145.40 min，为 1 日龄的一倍多。

2.2 成虫交配的昼夜节律

成虫在光照条件下（白天）不行交配。交配主要发生在晚上熄灯后 5 ~ 8 h 之间，到次日早上亮灯前仍有零星发生（图 1）。子夜前后，交配发生概率逐渐升高，并出现两个交配高峰期。主高峰发生在 01: 30 ~ 02: 30 时之间，交配发生率为 33.34% ($n = 105$)，占整晚交配发生数量的 1/3。

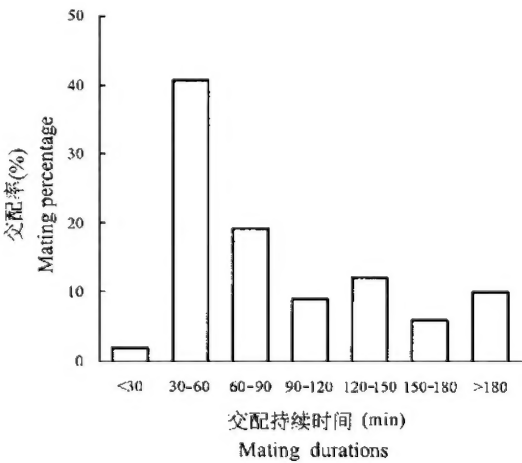


图 1 甜菜夜蛾羽化后 7 天内不同交配持续时间的发生概率分布（ $n = 97$ ）

Fig. 1 Distribution of mating durations of *S. exigua* during the first 7 days after emergence ($n = 97$)

次高峰发生在 03: 00 ~ 04: 00 时，交配发生的概率为 25.72%，占整晚交配发生数的 1/4。在两个高峰之间（02: 30 ~ 03: 00）有一个低谷，交配发生的概率仅为 6.67%。随着黎明的到来，成虫交配的频率又明显降低。从整个晚上来看，交配主要发生在 01: 00 ~ 4: 00 时之间，发生的概率接近 80%，而 01: 00 时前和 04: 00 时后交配发生的概率各为 10% 左右，前者比后者略高一些（图 1）。

2.3 雄虫的交配能力及其与雌雄比的关系

甜菜夜蛾雄虫的交配能力从 1~11 次不等, 平均为 5.0 次 ($n=104$)。但是, 雄虫的交配能力受性比的影响很大 (表 2), 在性比 1:1 时, 雄虫的交配能力受到显著的抑制, 平均交配次数仅为 3.0 次, 最大交配次数也仅为 6 次。在雌雄比增大 ($\text{♀}:\text{♂} \geq 2:1$) 的情况下, 雄虫的交配能力显著增强, 交配次数都超过 5.1 次, 雄虫的交配次数平均为 5.6 次, 最大交配次数 (11 次) 也出现在这些处理中。统计分析结果表明, 1:1 处理的雄虫交配能力显著低于其它处理的雄虫 ($P < 0.01$)。此外, 在雌雄比为 1:1 时, 有 2 头雄虫 ($n=24$) 不能正常交配。在其余四个处理中, 所有的雄虫都能正常交配。

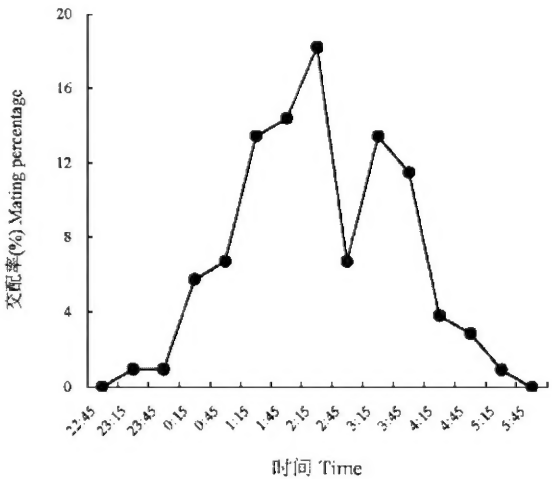


图 2 甜菜夜蛾交配活动的昼夜节律 ($n=105$)
Fig. 2 Circadian rhythm of mating activities of *S. exigua* ($n=105$)

表 2 甜菜夜蛾雄蛾交配能力以及雌蛾交配率与雌雄比的关系

性比 $\text{♂}:\text{♀}$	雄蛾 Male			雌蛾 Female	
	观察虫数	交配率 (%)	交配次数 *	观察虫数	交配率 (%)
	<i>n</i>	Mating percentage	Mating number	<i>n</i>	Mating percentage
1:1	24	91.7	3.0 ± 0.5 a (0~6)	24	91.7
1:2	25	100.0	5.1 ± 0.5 b (1~11)	50	94.0
1:3	20	100.0	6.0 ± 0.5 b (1~11)	60	83.3
1:4	20	100.0	5.8 ± 0.5 b (2~10)	80	75.0
1:5	15	100.0	5.7 ± 0.6 b (2~10)	75	68.0

* 括号中的数字是雄虫所传递的精包数范围 Numbers in parenthesis are the extreme values

对去除了 1:1 处理的结果 (图 3) 分析表明, 雄虫一生的交配次数为 1~11 次。而以 5~6 次的为多, 占整个样本量的 37.5% ($n=80$)。在整个种群中, 雄虫一生的交配次数大致呈正态分布。

著的影响。首先, 雌蛾的交配率会随雌蛾数量 (比例) 的增加而下降 (表 3)。其次, 在 $\text{♀}:\text{♂}$ 为 1:1 和 2:1 的处理中, 单头雌蛾所接受的最多精包数或交配次数分别为 6 和 8 个 (次), 而在 $\text{♀}:\text{♂}$ 为 5:1 的处理中, 雌蛾最多的交配次数仅为 4 次。第三, 随着雌虫比例的增加, 未接受精包或只接受一个精包的雌虫数量明显上升 (图 4), 而接受 3 个和 5 个精包以上的雌虫数量则明显下降, 尽管接受 4 个精包的雌虫数量没有明显的规律可循。

3 讨论

本研究所获的结果表明, 甜菜夜蛾羽化当日即可以进行交配。成虫的交配时间大多出现在晚上 01:00 时到 04:00 时之间, 这与已有的研究结果 (Wakamura, 1989; Chu and Wu, 1992; Wu and Chu, 1992) 基本一致。在田间应用甜菜夜蛾性信息素诱捕雄蛾的实验结果 (祝树德, 私人通讯) 也表明, 甜菜夜蛾的活动高峰在 12:00 之前较少, 而在 12:

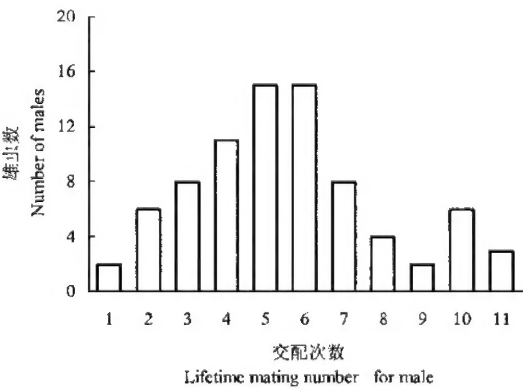


图 3 甜菜夜蛾雄蛾一生的交配次数分布
($n=80$, $\text{♀}:\text{♂}$ 为 1:2~1:5)
Fig. 3 Distribution of lifetime mating number for male *S. exigua* ($n=80$, $\text{♀}:\text{♂}$ 为 1:2~1:5)
雌雄比例对雌蛾的交配率及交配次数也有显

00 至 05:00 时之间较多, 也表明甜菜夜蛾的交配活动主要发生于后半夜。在羽化后的头三天内, 成虫一直保持着较高的交配率, 尽管每晚只能交配一次。羽化后第四天, 交配率显著下降, 说明成虫的交配行为与蛾龄有着较为密切的关系。这些结果与前人的研究结果基本一致 (Chu and Wu, 1992; Wu and Chu, 1992)。在其它夜蛾科昆虫, 如棉贪夜蛾

Spodoptera littoralis (Ellis and Steele, 1982) 和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* (Henneberry and Clayton, 1985) 中也有类似的现象。另外, 成虫的交配持续时间与蛾龄也有着密切的关系, 蛾龄越大, 成虫的交配持续时间越长。这些首次获得的结果表明, 随着蛾龄的增加, 不利于甜菜夜蛾交配的因素也在增加。

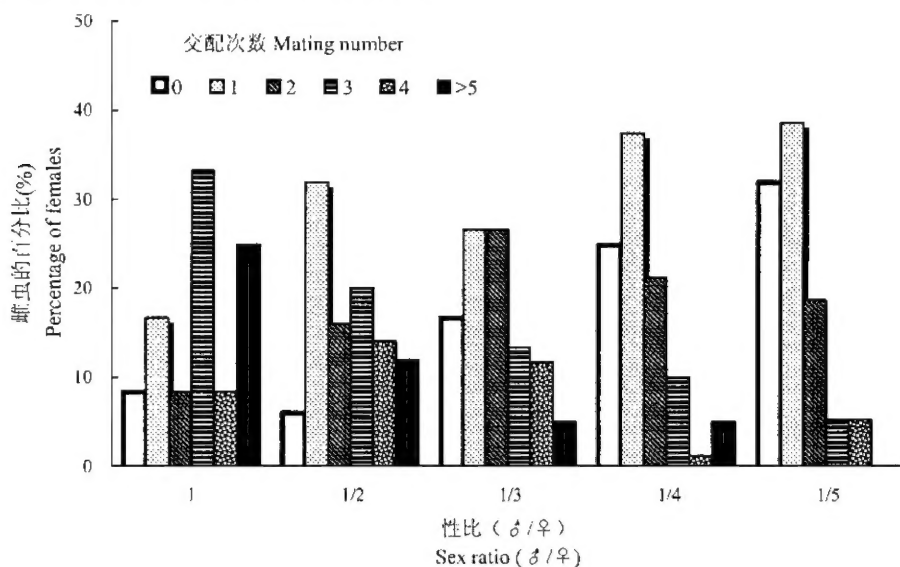


图4 雌雄比不同时, 雌蛾交配不同次数的比率分布 (所观察的雌虫数从左到右依次为 24, 50, 60, 80, 75)

Fig. 4 Percentage of the females with various numbers of spermatophores at different ratios of male to females (number of females examined from left to right was 24, 50, 60, 80 and 75, respectively)

成虫蛾龄不仅影响成虫的交配率和交配持续时间, 而且也影响成虫的产卵量和孵化率。据 Rogers 和 Marti (1996, 1997) 报道, 当甜菜夜蛾只交配 1 次时, 羽化后两天是它的最佳交配时间, 即能获得最大的产卵量和孵化率。当有可能进行多次交配时, 也是在羽化后第二天晚上交配所获的产卵量和孵化率较高。我们所得到的实验结果也支持这一结论, 在第三天以后交配的成虫产卵量和孵化率明显地低于第二个晚上交配的雌蛾 (另文发表)。这样, 在应用性信息素诱捕雄蛾或其它交配干扰技术时, 如果能降低雄蛾的数量, 或者使得成虫在最合适 (如羽化后的第 2 个晚上) 的交配时间不能进行交配, 就可降低雌蛾的产卵量和孵化率, 并可部分地实现降低田间种群的目标。

所获的结果还表明, 雄蛾具有较强的交配能力, 最多可达 11 次, 大于 Wu 和 Chu (1992) 报道的 10 次。但是, 雄蛾每天只能交配 1 次。另外, 当一头雄蛾仅与一头雌蛾相处时其交配能力会受到较大的限制, 平均交配不到 3 次。而当一头雄蛾与多于 2 头的雌蛾在一起时, 交配能力则成倍增加

(平均 5.6 次), 表明雄蛾的交配能力受性比的影响较大。但是, 当 1 头雄蛾与超过 3 头的雌蛾相处时, 雄蛾大多选择其中的 3 头雌蛾进行交配, 而不是与所有的雌蛾进行交配, 尽管大多数雄蛾都具有与超过 3 头的雌蛾进行交配的能力 (在雌雄比 $\geq 2:1$ 的情况下, 雄蛾的平均交配次数为 5.6 次)。这些结果表明, 当雄蛾拥有足够多的雌蛾进行交配时, 雄蛾大多选择其中的一部分进行多次交配。可能是为了把有限的资源投入到生殖能力更强的雌蛾中。同时也表明, 多次交配对于雌蛾的产卵和卵子的受精是必须的。Chu 和 Wu (1992) 的研究结果表明, 与仅交配过 1 次的雌蛾相比, 交配 2 次和 3 次的雌蛾后来数天所产的卵粒孵化率具有较大程度的增加。这样, 可以认为, 在田间应用性信息素防治甜菜夜蛾时, 只有将雌雄比 ($\text{♀}:\text{♂}$) 增加到 4:1 或更大时才能获得较理想的防治结果, 而在雌雄比 ($\text{♀}:\text{♂}$) $\leq 3:1$ 时的田间防治效果较差。

从大多数雌蛾都需要交配两次以上的结果来看, 特别是在雄蛾数量比较有限的条件下, 雄虫也仅是选择部分雌蛾进行多次交配, 而不是与每头雌

蛾进行交配(图4)。这些结果意味着,雌蛾交配一次并不一定能使所有的卵孵化。另外,无论是与未交配过的雄蛾进行交配,还是在雌蛾最适的交配时间进行交配,如果雌蛾仅交配一次,都很难使全部产下的卵粒孵化(另文发表)。这样,在田间应用性信息素防治甜菜夜蛾时,即使不能完全消灭雄虫,但只要能减少雌蛾的交配次数,即可达到部分地防治甜菜夜蛾的目的。

根据甜菜夜蛾交配行为及能力的研究结果,应用性信息素诱捕甜菜夜蛾雄虫或者是应用交配干扰技术可以在三方面取得防治效果:使雌蛾错过最适的交配时间,减少雌蛾的交配比例和雌蛾的交配次数。

参 考 文 献 (References)

- Brown E S, Dewhurst C F, 1975. The genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Africa and the Near East. *Bull. Entomol. Res.*, 65 (2): 221–262.
- Chu Y I, Wu H T, 1992. Studies on emergence, copulation and oviposition of adult beet armyworm (*Spodoptera exigua* Hübner). *Chinese J. Entomol.*, 12 (2): 91–99.
- Ellis P E, Steele G, 1982. Effects of delayed mating on fecundity of females of *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Entomol. Res.*, 72 (2): 295–302.
- Eveleens K G, Van den Bosch R, Ehler L E, 1973. Secondary outbreaks of beet armyworm by experimental insecticide applications in cotton in California. *Environ. Entomol.*, 2 (4): 497–503.
- Henneberry T J, Clayton T E, 1985. Tobacco budworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): Effect of time of emergence, male age, and frequency of mating on sperm transfer and egg viability. *J. Econ. Entomol.*, 78 (2): 379–382.
- Jiang X F, Luo L Z, Hu Y, 1999. Influences of larval diets on development, fecundity, and flight capacity of the beet armyworm, *Spodoptera exigua*. *Acta Entomol. Sin.*, 42 (3): 270–276. [江幸福, 罗礼智, 胡毅, 1999. 幼虫食物对甜菜夜蛾生长发育、繁殖及飞行的影响. 昆虫学报, 42 (3): 270–276]
- Luo L Z, Cao Y Z, Jiang X F, 2000. An analysis on the outbreak characteristics and trends of beet armyworm in China. *Plant Protection*, 26 (3): 37–39. [罗礼智, 曹雅忠, 江幸福, 2000. 甜菜夜蛾发生危害特点及其趋势分析. 植物保护, 26 (3): 37–39]
- Mitchell E R, Sugie H, Tumlinson J H, 1983. *Spodoptera exigua*: Capture of feral males in traps baited with blends of pheromone components. *J. Chem. Ecol.*, 9 (1): 95–104.
- Mochizuki F, Shibuya T, Ihara T, Wakamura S, 1993. Electrophysiological responses of the male antenna to compounds found in the female sex pheromone gland of *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 28 (4): 489–496.
- Rogers C E, Marti Jr O G, 1996. Beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): effects of age at mating on reproductive potential. *Fla. Entomol.*, 79 (3): 402–410.
- Rogers C E, Marti Jr O G, 1997. Once-mated beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): effects of age at mating on fecundity, fertility, and longevity. *Environ. Entomol.*, 26 (3): 585–590.
- Ruberson J R, Herzog G A, Lambert W R, Lewis W J, 1994. Management of the beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in cotton: role of natural enemies. *Fla. Entomol.*, 77 (4): 440–453.
- Shorey H H, Gerber R G, 1996. Disruption of pheromone communication through the use of puffers for control of beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in tomatoes. *Environ. Entomol.*, 25 (6): 1 401–1 405.
- Shorey H H, Summers C, Sisk C B, Gerber R G, 1994. Disruption of pheromone communication in *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) in tomatoes, alfalfa, and cotton. *Environ. Entomol.*, 23 (6): 1 529–1 533.
- Tumlinson J H, Mitchell E R, Yu H S, 1990. Analysis and field evaluation of volatile blend emitted by calling virgin females of beet armyworm moth, *Spodoptera exigua* (Hübner). *J. Chem. Ecol.*, 16 (12): 3 411–3 423.
- Wakamura S, 1989. Mating behavior of beet armyworm moth *Spodoptera exigua* (Hübner). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.*, 33 (1): 31–33.
- Wakamura S, Takai M, Kozai S, Inoue H, Yamashita I, Kawahara S, Kawamura M, 1989. Control of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), using synthetic sex pheromone. I. Effect of communication of disruption in Welsh onion fields. *Appl. Entomol. Zool.*, 24 (4): 387–397.
- Wang K Y, Jiang X Y, Yi M Q, Chen B K, Xia X M, 2002. Insecticide resistance and its mechanism in *Spodoptera exigua*. *Acta Phytophyl. Sin.*, 29 (3): 229–234. [王开运, 姜兴印, 仪美芹, 陈丙坤, 夏晓明, 2002. 甜菜夜蛾抗药性及其机理. 植物保护学报, 29 (3): 229–234]
- Wu H T, Chu Y I, 1992. Studies on mating ability of male and female adult beet armyworm (*Spodoptera exigua* Hübner). *Chinese J. Entomol.*, 12 (2): 101–107.
- Wu S C, Gu Y Z, Shen Z L, Zheng H Z, 1995. Monitoring of insecticide resistance and chemical control in beet armyworm. *Acta Phytophyl. Sin.*, 22 (1): 95–96. [吴世昌, 顾言真, 沈忠良, 郑惠忠, 1995. 甜菜夜蛾的抗药性监测及防治. 植物保护学报, 22 (1): 95–96]
- Zhang S M, Zhao Y X, 1996. Geographical Distribution of Agricultural and Forestry Insects in China. Beijing: China Agricultural Press. 260–261. [章士美, 赵永祥, 1996. 中国农林昆虫地理分布. 北京: 农业出版社. 260–261]